



Le facteur de risque température

Jeanne Moal, Christophe Lambert, Stéphane Pouvreau, Gilles Le Moullac,
Jean-François Samain

► To cite this version:

Jeanne Moal, Christophe Lambert, Stéphane Pouvreau, Gilles Le Moullac, Jean-François Samain. Le facteur de risque température. Samain, J.F. ; McCombie, H. Mortalités estivales de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Défi Morest, Ifremer/Quæ, pp.271-289, 2007. hal-00475418

HAL Id: hal-00475418

<https://hal.science/hal-00475418>

Submitted on 21 Apr 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Chapitre 7

Le facteur de risque température

Moal J., Lambert C., Pouvreau S., Le Moullac G., Samain J.F.

Contributeurs :

Bédier E., Blouin F., Bourles Y., Choquet G., Costil K., Delaporte M., Faury N., Gagnaire B., Gangnery A., Garnier M., Gay M., Geairon P., Gonçalves M., Jegaden M., Kerdudou N., Knoery J.R., Langlade A., Le Coz J.R., Le Gagneur E., Le Moine O., Le Souchu P., Madec P., Miossec L., Nicolas J.L., Paillard C., Queau I., Quéré C., Renault T., Ropert M., Royer J., Saunier D., Soletchnik P., Soudant P.

Coordinateur du programme : J.F. Samain

Chapitre 7

Le facteur de risque température	271
1. Introduction	275
2. La physiologie de l'huître	275
2.1 Stades de gamétogenèse et 19°C	275
2.2 La ponte et 19°C	277
2.3 Bilan énergétique et température 19°C	277
Conclusion	278
2.4. La respiration	279
2.5 Paramètres hématocytaires et température	281
3. Le sédiment et 19°C	282
3.1 La reminéralisation sédimentaire et 19°C	282
3.2. Diffusion et température.....	283
3.3. Sédiment et pontes partielles.....	284
4. La génétique et la température	285
5. Les pathogènes et la température	285
5.1 Quelle est l'influence de la température sur les bactéries ?	286
5.2. Quelle est l'influence de la température sur le virus herpes OsHV-1 ?	286
6. Conclusion générale.....	287
7. Bibliographie	287

1. Introduction

Les mortalités apparaissent toujours très rapidement après le passage de la température de l'eau à 19°C. Il a bien été montré que ce n'était pas la valeur absolue de la température qui était associée à la mortalité, puisque des années très chaudes comme 2003, peu de mortalités étaient enregistrées. Il s'agit plutôt d'un seuil à partir duquel le risque s'accroît considérablement.

La température affecte tous les processus de la physiologie et c'est un facteur clef de la distribution géographique des espèces. Les espèces se maintiennent dans les conditions environnementales qui ont permis leur adaptation. Les mortalités traduisent donc une rupture de l'adaptation ou une modification brutale de l'environnement qui peut affecter les équilibres physiologiques au sein d'un organisme, ainsi que ceux qui se sont établis entre espèces.

Dans ce chapitre nous analyserons les effets de la température sur la physiologie de l'huître en reproduction, sur les stress associés aux processus biologiques du sédiment, et sur les flores bactérienne et virale susceptibles d'infecter l'huître.

Nous chercherons à identifier si des optimums thermiques ou au contraire des bouleversements physiologiques caractérisent le passage à 19°C sur ces différents aspects.

2. La physiologie de l'huître

2.1 Stades de gamétogenèse et 19°C

La gamétogenèse de lots d'huîtres âgées de plus d'un an a été suivie en baie des Veys, pendant trois années, à partir de coupes histologiques. Ces séries chronologiques ont permis d'établir le cycle sexuel des huîtres dans un secteur où les pontes sont partielles.

Il apparaît que la gamétogenèse est une fonction de la température pour une même classe d'âge; en effet, les stades de gamétogenèse, définis selon la nomenclature de Lubet 1959, apparaissent dans le temps à partir d'une somme cumulée des degrés-jours depuis le début estimé de la gamétogenèse (Figure 1).

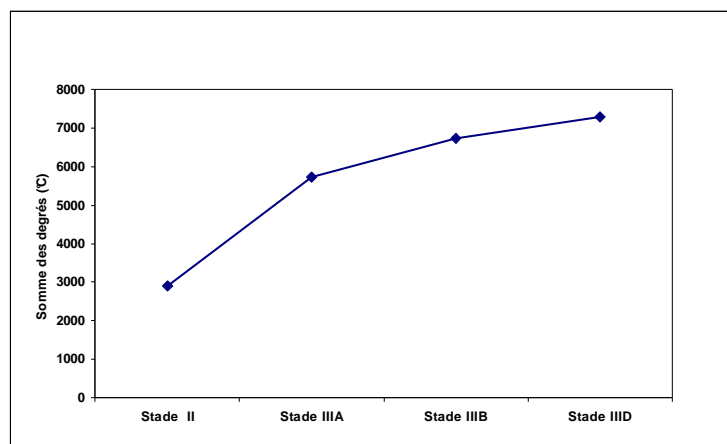


Figure 1 : Relation entre les stades de gamétogenèse (période de dominance) observés en baie des Veys et la somme cumulée température (degré jour). Nomenclature des stades selon Lubet 1959.

Ce résultat indique que le temps nécessaire pour observer un stade particulier de développement de la gamétogenèse dépend dans une certaine mesure de la vitesse de réchauffement de l'eau. Dans la région atlantique, les pontes de *C.gigas* commencent en effet d'abord début juin dans la région d'Arcachon et se déroulent ensuite à Marennes, puis en Bretagne sud et enfin en baie des Veys selon la latitude.

Le Tableau 1 relève les conditions thermiques et la période d'observation des différents stades de gamétogenèse en baie des Veys. Selon ce tableau, les huîtres se situent entre le stade IIIA, IIIB ou IIID autour de 19°C.

Tableau 1 : Récapitulatif sur les périodes d'observation des stades de gamétogenèse en baie des Veys. Les colonnes 1, 2, 3, correspondent respectivement à : 1) Période pendant laquelle le stade peut être observé au cours de l'année, 2) Période pendant laquelle le stade est majoritairement observé dans les échantillons (n = 30) et 3) Gamme de températures moyennes pendant la « dominance » du stade (\pm écart type) (variable selon les années considérées : 2000-2003).

Stades	Caractéristiques du stade	1 Mois "présence"	2 Mois "dominance"	3 Température moyenne
I	Mitoses goniales	septembre-avril	octobre-mars	10,1(2,4) à 10,5 (2,7)
II	Développement des tubules	janvier-juillet	mars-juin	10,9 (2) à 12,2 (3,1)
IIIA	Volume maxi. de la gonade Encore des gamètes non matures	juin-septembre	juin-juillet	17,1 (0,7) à 19 (0,6)
IIIB	Pleine maturité sexuelle	juillet-novembre	août	18,8 (0,2) à 19,5 (0,5)
IIID	Post-ponte / résorption	août-novembre	août-septembre	17,2 (0,9) à 19 (0,6)

Il semble cependant que la dynamique de gamétogenèse puisse varier selon les classes d'âge pour un même site. Ainsi, en baie des Veys, à la température de 19°C, les trois classes d'âge ne sont pas au même stade de la gamétogenèse (Figure 2).

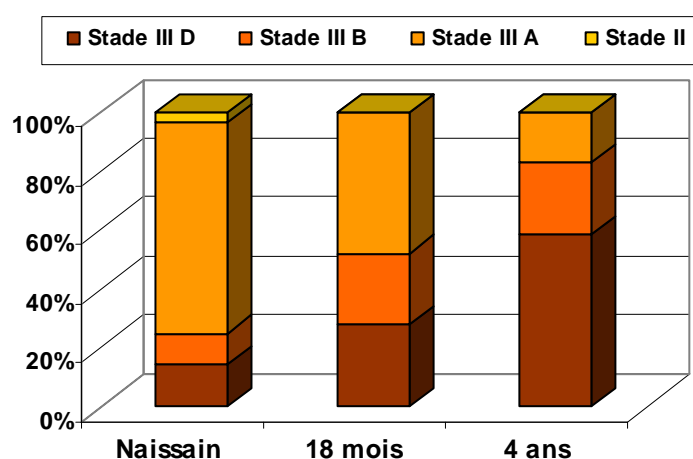


Figure 2 : Répartition des stades de gamétogenèse au mois d'août 2001 en baie des Veys sur des huîtres d'âges différents et à 19°C.

Le naissain a aussi la particularité de ne subir que peu de mortalités en baie des Veys contrairement aux huîtres de plus d'un an. Le stade IIIA qui est le plus présent chez le naissain ne serait donc pas un stade associé aux mortalités. Par contre les stades IIIB et D, observés sur les huîtres plus âgées, sont les stades d'attente de ponte et de ponte, et paraissent correspondre aux stades où le risque est le plus important.

A Auray ou à Marennes la mortalité affecte plutôt les juvéniles qui ont atteint le même stade que les adultes dès leur première année. Le stade de maturité dépend donc en partie de la température cumulée en degrés jours, mais aussi de l'âge des huîtres.

2.2 La ponte et 19°C

Mori (1979) et Perdue *et al.* (1981) signalent que la mortalité est souvent associée à la ponte. C'est le cas en baie des Veys : le seuil de 19°C est atteint en fin d'été et le pic de mortalité a plus particulièrement lieu « autour de la période de ponte et/ou de résorption », simultanément à une chute des indices de remplissage (AFNOR, Walne et Man). Cependant on observe aussi le contraire, à Auray ou à Marennes, où le seuil de 19°C est franchi vers la fin juin. La mortalité est observée peu après, mais intervient près de 15 jours à un mois avant la ponte massive.

Il semble donc que si le stade IIIB ou D est nécessaire, il n'y a pas de lien direct avec la ponte massive. La température de 19°C ne correspond pas à la date de la ponte massive qui est généralement autour de 20°C. La conjonction entre les deux événements dépend de la latitude.

En baie des Veys il est parfois observé des pontes partielles qui peuvent résulter de variations thermiques autour du seuil critique de 19°C et être suivies de mortalités. Ce type d'observation n'est pas systématique, mais peut être plausible. En effet, les expérimentations ont montré qu'un stress était nécessaire, quand les huîtres étaient en pleine maturité et au dessus de 19°C, pour déclencher la mortalité. Une brusque variation thermique pourrait constituer un stress. A cette température un tel stress peut provoquer des pontes partielles si les huîtres sont suffisamment matures. Le lien entre de telles pontes partielles et le déclenchement de la mortalité, s'il est suggéré ici, doit être documenté par ailleurs.

En conclusion, la température de 19°C correspond généralement aux stades IIIB et IIID qui sont les stades de pleine maturité et de ponte/post-ponte. La température de 19°C peut correspondre à une fenêtre thermique dans laquelle les huîtres ayant atteint un stade de maturité proche de la ponte, pourraient faire des pontes partielles dans le cas de variations thermiques ponctuelles de 1 à 2°C ou sous l'effet d'autres stress.

2.3 Bilan énergétique et température 19°C

Que représente le seuil de 19°C pour une huître prête à pondre ? La température gouverne en premier lieu le cycle annuel de la reproduction qui est corrélé à un cycle de stockage et de mobilisation des réserves énergétiques constituées essentiellement de glycogène et de lipides (Mathieu et Lubet, 1993). La balance énergétique contrôle la reproduction (Schneider 2004). Dans la synthèse du thème 2 il a été montré en effet que l'investissement dans la gamétogenèse était corrélé aussi à la nourriture disponible. Par ailleurs, les réserves s'épuisent au cours de la progression de la gamétogenèse. Ainsi, le contenu en glycogène a été relié aux mortalités estivales (Perdue *et al.*, 1981). Quand la température monte, les coûts énergétiques du métabolisme augmentent selon la loi d'Arrhenius. D'après les premiers résultats du modèle DEB (Kooijman, 2000, et synthèse du thème 2), des déficits énergétiques pourraient apparaître lors d'une chute brutale de l'ingestion du fait de manque de nourriture ou de stress tel que la ponte.

2.3.1 Les réserves

Pendant la période de gamétogenèse active et d'augmentation de la température (avril à juillet), le développement du tissu gonadique s'accompagne d'une consommation en glucides pour toutes les huîtres, quel que soit le niveau initial des réserves et le niveau d'alimentation (synthèse du thème 2). Cette consommation d'énergie se répercute jusqu'au niveau du stock cellulaire d'ATP avec une diminution des valeurs de charge énergétique adénylique (AEC). En considérant l'ensemble des résultats obtenus, on constate que la température de 19°C correspond à des concentrations de sucres, généralement les plus basses du cycle saisonnier. Quand elles sont inférieures à 5-10%, elles provoquent, à partir de ce seuil, une baisse de charge énergétique dans une zone de valeur considérée comme critique (0,50-0,60) ou très critique (<0,50) (Ivanovici, 1980). C'est le cas dans les écosystèmes du Sud, Marennes –Oléron et Auray au moment des mortalités.

Inversement, en baie des Veys, quand les mortalités se déclenchent la charge énergétique peut être encore élevée à 19°C parce que les réserves en sucres sont encore abondantes (Figure 3). La faiblesse des réserves au moment des 19°C ne paraît donc pas être la seule responsable du déclenchement des mortalités.

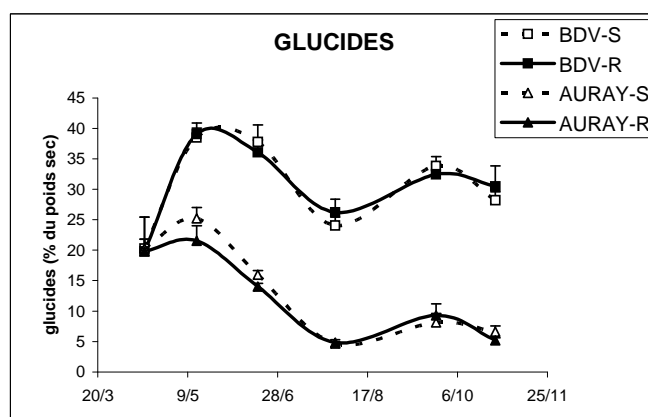


Figure 3 : Teneurs en sucres moyennes ($n=3$ + écart-type) au cours d'un cycle saisonnier à Auray et en baie des Veys. Les flèches indiquent les périodes de mortalités qui correspondent aussi à des températures proches de 19°C. Les mortalités enregistrées sont de 5% et 15% pour R et S à Auray et 5 et 8% pour R et S à baie des Veys.

2.3.2 L'assimilation

En milieu contrôlé la mesure des paramètres écophysiologiques indique une baisse régulière de l'efficacité d'absorption quand les huîtres sont en cours de gamétogenèse, tant que la température augmente (Figure 4).

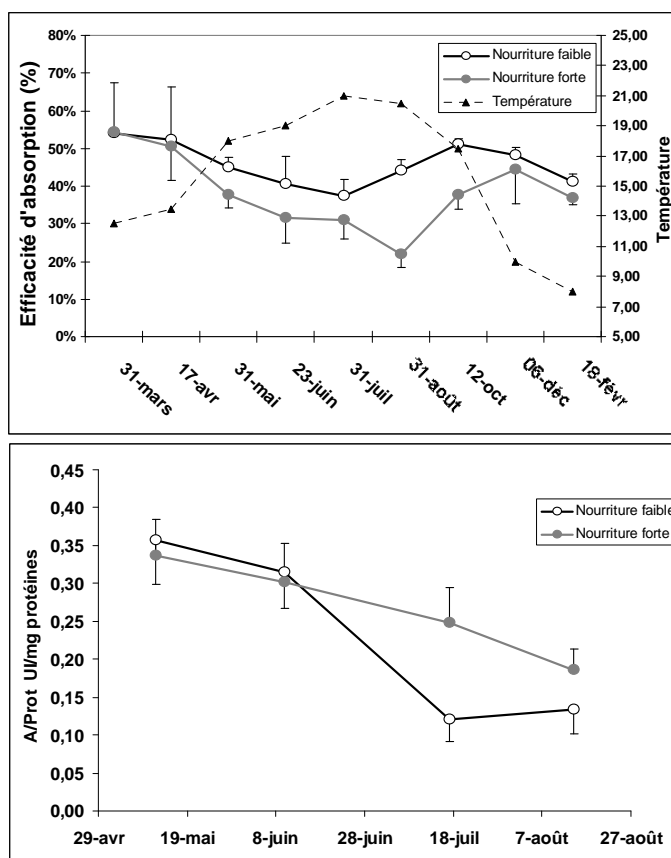


Figure 4 : Variations des paramètres de l'assimilation au cours du temps en milieu contrôlé et pour deux niveaux nutritifs faible et fort. En haut l'efficacité d'absorption moyenne ($n=6$ +/- erreur standard) mesurée par la méthode de Conover (1966) et en bas l'activité spécifique moyenne de l'enzyme amylase ($n=3$ + écart-type), exprimée en unités internationales par mg de protéines.

Cette perturbation de l'assimilation est maximum quand la demande énergétique est la plus forte et contribue à accentuer le déficit énergétique. On ne connaît pas à ce jour la raison de cette

baisse d'efficacité avec la température, si ce n'est qu'elle correspond aussi à une diminution de l'équipement digestif, si l'on se réfère à l'amylase comme témoin de cet équipement. Cependant aucune accentuation de cette baisse ne se produit à partir de 19°C.

Une dégradation estivale des cellules de la glande digestive a été rapportée à Arcachon (Maurer et Comps, 1986) pendant la période critique. Elle semble traduire une atrophie progressive des tubules digestifs. L'interprétation de ce phénomène par la raréfaction de la ressource ou par une baisse du taux d'ingestion, n'a pu être démontrée à ce jour. De même, il n'a pas encore été possible de démontrer si ce phénomène pouvait résulter d'une infection de la glande digestive intervenant autour des 19°C.

En conclusion, le seuil de 19°C peut traduire une limite au delà de laquelle plusieurs paramètres qui décrivent le statut énergétique de l'animal, sont à des niveaux généralement à la baisse. Mori (1979) constate aussi une diminution de l'activité métabolique pendant la maturation, diminution qu'il relie à l'absence de fuels énergétiques (glycogène, lipides) qui ont été épuisés.

Cependant, dans nos suivis, le niveau des réserves n'est souvent pas toujours épuisé quand les mortalités apparaissent et d'autres facteurs doivent intervenir pour déclencher le processus.

Le développement d'un modèle bioénergétique, appliqué aux données de terrain montre que la raréfaction du phytoplancton en été et la ponte, sont autant de facteurs stressants qui accentuent le déficit énergétique. Cependant, ces situations ne semblent pas systématiquement associées à la température de 19°C.

Pour mieux préciser les dépenses énergétiques, l'effet de la température sur le métabolisme est considéré par la mesure de la respiration qui fournit un index de la demande énergétique.

2.4. La respiration

2.4.1 : Métabolisme de base associé au stade de reproduction

Pour vérifier si le coût énergétique de la reproduction est différent de celui de la croissance, une mesure de consommation d'oxygène avec des huîtres de 1 an élevées à l'Aber Wrach a été réalisée en mai 2005 à 5 températures 12, 15, 20, 25, 30°C après une mise à jeun d'une semaine.

Les huîtres ont été classées en 3 catégories d'indice gonadique et leur taux de respiration a été mesuré individuellement pendant 20h sur un banc d'écophysiologie en circuit ouvert.

Le métabolisme de base (à jeûn) traduit par la consommation d'oxygène des huîtres, augmente avec la température mais aussi avec le stade de maturation (Figure 5). L'analyse des Q10 montre qu'il est multiplié par 1,3 quand le stade de maturation passe des stades 1 ou 2 au stade 3. Ce résultat confirme l'hypothèse du surcoût métabolique de la gamétogenèse qui va donc s'amplifier avec la température et encore plus avec l'effort de reproduction (Voir chapitre 2, § 4.2).

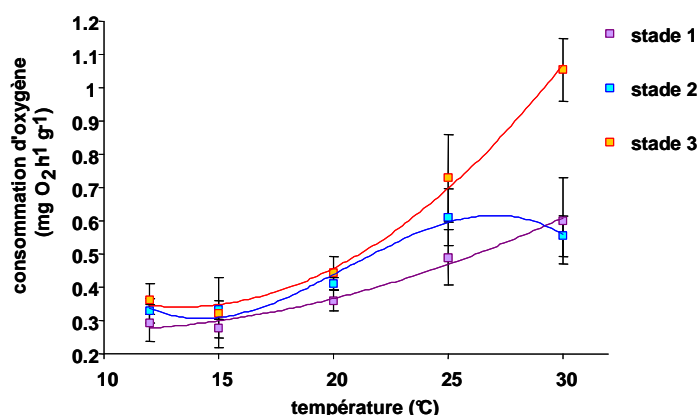


Figure 5 : Respiration moyenne exprimée en $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ (moyenne \pm erreur standard, $n=7$) en fonction de la température et du stade de maturation des huîtres. Les stades 1, 2 et 3 représentent des stades visuels du développement gonadique croissant.

2.4.2 : Effet de la nutrition sur le coût de la reproduction

En conditions contrôlées (Gigarepro 1 et 2), on a observé à partir de 19°C un gradient croissant de la respiration avec le niveau nutritif qui lui-même a induit un gradient d'intensité de la reproduction (Figure 6). Les données expérimentales s'écartent de la droite de régression des données issues de la littérature lorsque les huîtres sont matures (mesures à 19°C) ou non nourries (CN0). A 19°C les huîtres sont d'autant plus matures qu'elles sont plus nourries $CN3 > CN2 > CN1$ (Voir chapitre 2).

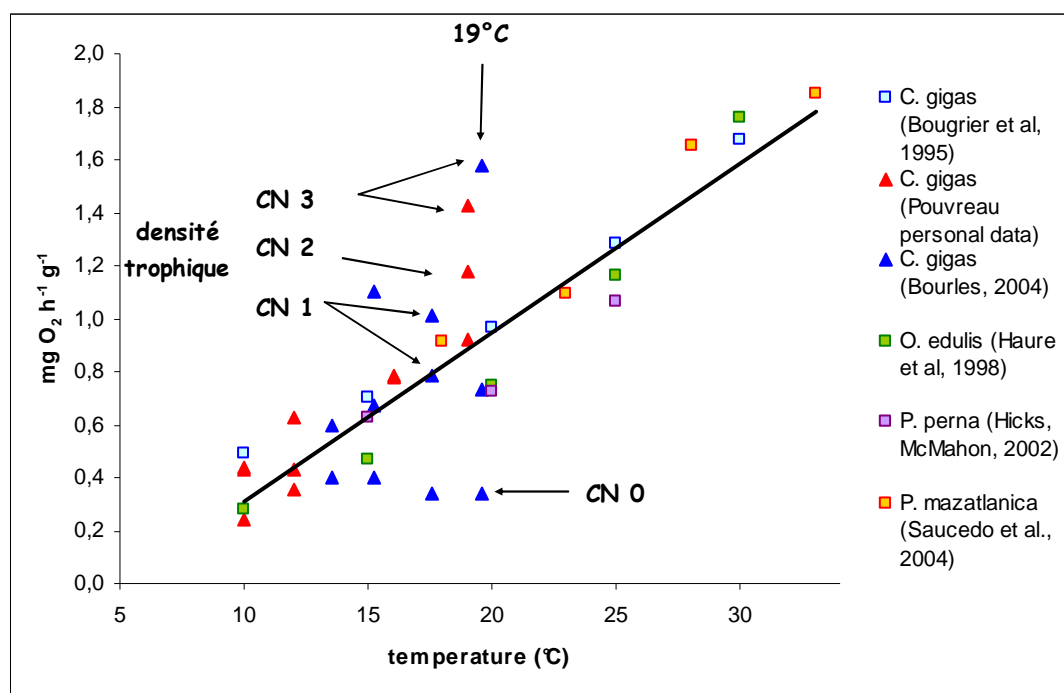


Figure 6 : Respiration en fonction de la température. Les triangles correspondent à des points expérimentaux obtenus dans différentes conditions nutritives croissantes de CN0 à CN3 à Argenton en 2002, 2004. Les carrés correspondent à des données de la littérature (*Crassostrea gigas*, *Ostrea edulis*, *Perna perna*, *Pinctada mazatlanica*).

2.4.3 : Besoins et disponibilité en oxygène

La consommation d'oxygène par l'huître peut être perturbée par la diminution de sa concentration dans l'eau de mer. En effet, un accroissement de la température augmente les besoins en oxygène des huîtres alors que la solubilité de ce gaz dans l'eau de mer diminue. Ainsi, le seuil critique de concentration d'oxygène pour le maintien de l'optimum de respiration est plus élevé à 25°C (5 mg L⁻¹ ou 70% saturation) qu'à 20°C (4 mg L⁻¹ ou 50% saturation) et qu'à 15°C (3 mg L⁻¹ ou 35% saturation) (Figure 7). Les seuils d'oxygène à partir desquels des difficultés respiratoires peuvent apparaître, peuvent être plus élevés quand la température augmente. La température augmente le risque d'hypoxie métabolique, concomitamment avec l'effort de reproduction.

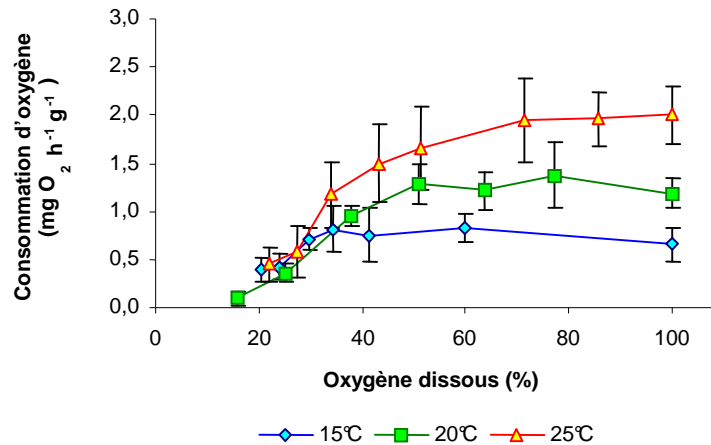


Figure 7 : Consommation d'oxygène exprimée en $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ (moyenne \pm erreur standard, $n=7$) d'huîtres en fonction de la saturation de l'eau en oxygène et de la température.

Conclusion : on observe que le coût métabolique augmente surtout au Stade III qui est lui même atteint autour des 19°C. Ce changement s'amplifie d'autant plus à ce stade que l'apport de nourriture a pu augmenter l'effort de reproduction. Au Stade III, selon l'intensité de l'effort de reproduction, la pression partielle d'oxygène pourrait devenir limitante par rapport aux besoins quand la température augmente et diminue la solubilité de l'oxygène.

2.5 Paramètres hématocytaires et température

Le lien entre la baisse des réserves énergétiques et les capacités immunitaires a été étudié (Synthèse thème 2). On ne trouve pas de particularité à ce niveau pour le seuil de 19°C. La comparaison d'huîtres triploïdes et d'huîtres diploïdes montre cependant que si pour les premières, d'une façon générale, les activités hématocytaires augmentent avec la température, c'est plutôt l'inverse qui est observé pendant la reproduction. Il semble exister un cycle de l'immunité qui s'inverse autour du mois de juillet au cours duquel on observe à nouveau une augmentation de la concentration en hématocytes et de la phagocytose (Figure 8). Cependant, le seuil de 19°C intervenant plus tôt ou plus tard que cet événement, ne semble pas relié aux paramètres hématocytaires mesurés.

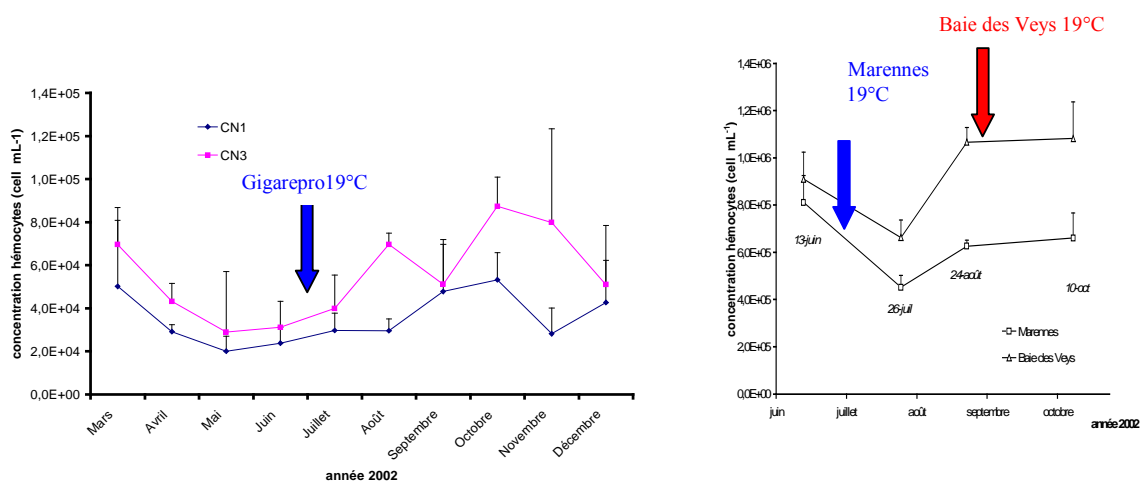


Figure 8 : A gauche, évolution de la concentration (moyenne \pm erreur standard, $n=4$,) en hématocytes circulants chez des huîtres diploïdes soumises expérimentalement (Gigarepro) au cycle de température de Marennes. (Avril à juillet = gamétogénèse active ; CN1 : 4% de poids sec d'algues par g de poids sec d'huître et par jour, CN3 = 12%). A droite, hématocytes circulants chez les huîtres diploïdes à Marennes et en baie des Veys. La température de 19°C est indiquée en bleu pour le cycle de Marennes et en rouge en baie des Veys. D'après Delaporte et al., 2006, © Elsevier.

3. Le sédiment et 19°C

3.1 La reminéralisation sédimentaire et 19°C

Parmi les paramètres environnementaux étudiés au moment où la température dépasse les 19°C, on a observé dans les eaux interstitielles du sédiment, la formation d'une zone où les concentrations de sulfures et d'ammonium augmentent de façon synchrone (Figure 9). Leur apparition se situe vers le 10 juin à Marennes et vers le 4 août en baie des Veys. Selon les années, et les sites, cette concentration est plus ou moins importante. Elle correspond à la reminéralisation anaérobie de la matière organique enfouie dans le sédiment. L'étude conduite dans le cadre de ce projet visait à explorer la possibilité de l'efflux de substances réduites toxiques du sédiment dans l'eau sus-jacente, ce qui pourrait constituer un facteur critique dans la mortalité estivale des huîtres.

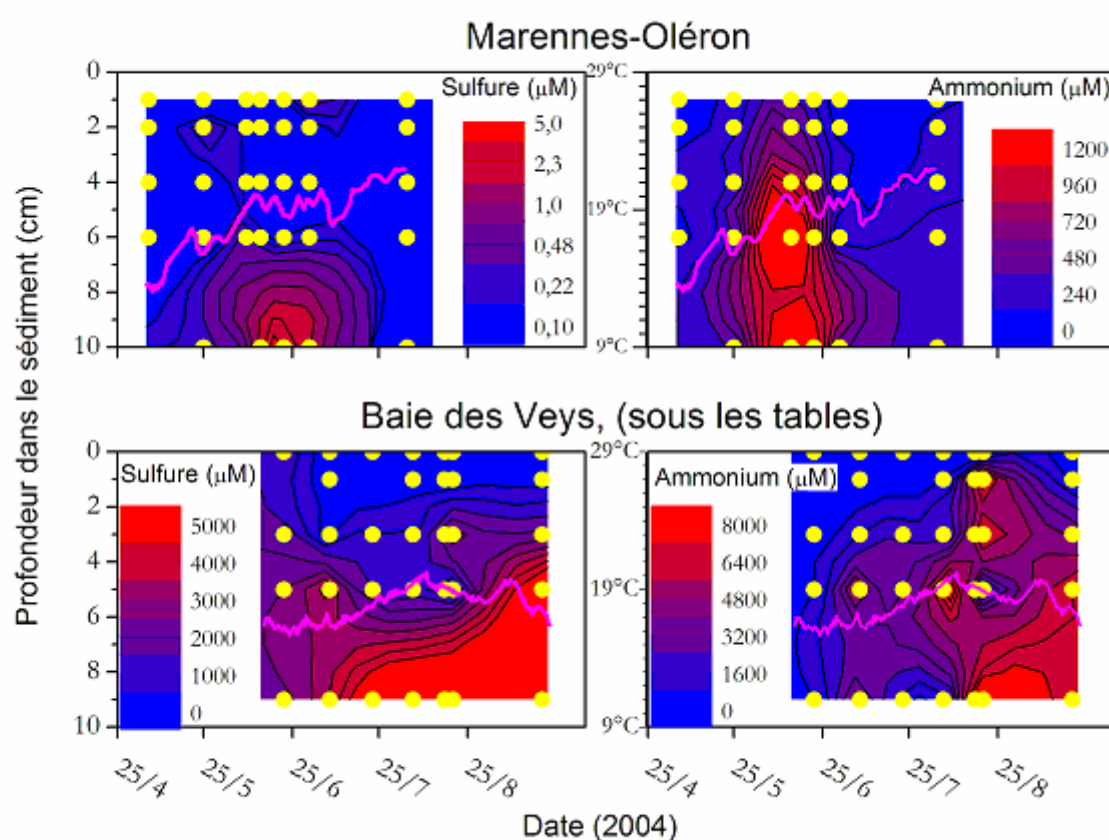


Figure 9 : Cartes de distribution du sulfure (à gauche) et de l'ammonium (à droite) à Marennes-Oléron (en haut) et en baie des Veys (en bas) sur lesquelles l'évolution des températures de l'eau est superposée (en magenta). L'échelle des profondeurs dans le sédiment est sur la gauche et celle des températures au milieu. On note des différences dans les variations de température entre les sites, ainsi que dans la dynamique sédimentaire des substances réduites. En particulier, on note l'apparition/élimination de fortes concentrations en sulfure et en ammonium sur une période de 1 mois en juin 2004 à Marennes-Oléron, alors que globalement les teneurs maximales en baie des Veys s'observent fin septembre 2004).

La production de substances réduites (dont l' H_2S , NH_4^+ , etc...) dépend de l'activité bactérienne qui dégrade la matière organique (MO) enfouie dans le sédiment et des apports en substances oxydantes comme l'oxygène, le nitrate ou le sulfate. Cette activité augmente avec la température, et la production de substances réduites est alors accélérée. Ainsi la cinétique de production d' H_2S dans le sédiment par des bactéries sulfato-réductrices peut augmenter de plus de 100% entre 15°C et 22°C (Figure 10). La situation est plus complexe pour l'ammonium. En effet, les concentrations de ce composé dépendent de l'équilibre délicat entre les cinétiques de dissolution de l'azote organique particulaire et de sa transformation en azote inorganique dissous par plusieurs réactions

interdépendantes (nitrification, dénitrification, et ammonification). Si les sédiments côtiers ne sont pas connus pour introduire du sulfure dans la colonne d'eau, ils le sont pour être une source importante d'ammonium (Klump et Martens, 1981).

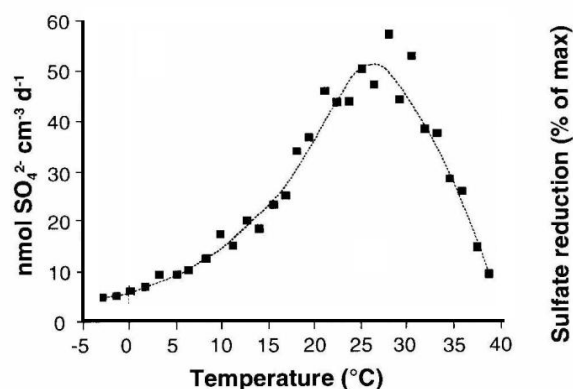


Figure 10 : Un exemple de cinétique de production de sulfate dans le sédiment en fonction de la température : son influence est donc déterminante (Données extraites de Jorgensen 2000, © Springer-Verlag).

3.2. Diffusion et température

La question du transport de ces substances vers la surface est posée. Cette diffusion dépend de la teneur en oxygène de la couche d'eau superficielle, de la température, de la granulométrie du sédiment. Les bioturbations associées à la méiofaune contribuent à augmenter cette diffusion qui s'intensifie avec la température (Figure 11).

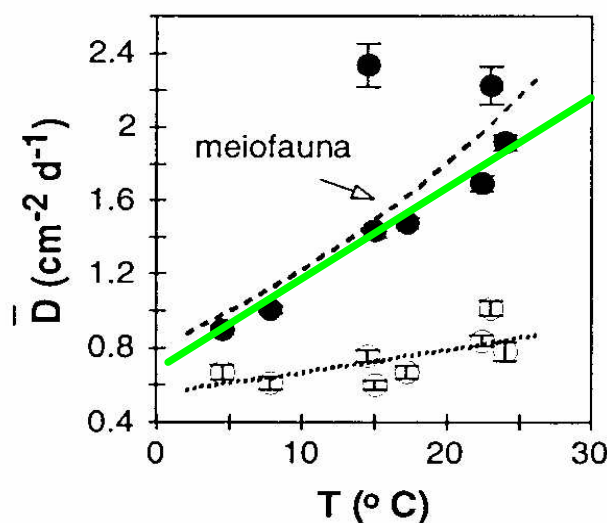


Figure 11: La température influe sur la diffusion (D) par cm^2 par jour (d), via l'activité de la méiofaune. Croissance linéaire (+20% entre 15 et 21.5°C). D'après Aller and Aller 1992, © ASLO, repris par Aller 2001, © Oxford University Press.

On observe chaque année en baie des Veys et dans la masse d'eau un seul pic d'ammonium dans les données RNO (Réseau national d'Observation). Ce pic apparaît synchrone avec la période de mortalité et les 19°C et pourrait provenir de la reminéralisation sédimentaire (Figure 12). A Marennes, il existe plusieurs pics NH_4^+ dans la masse d'eau.

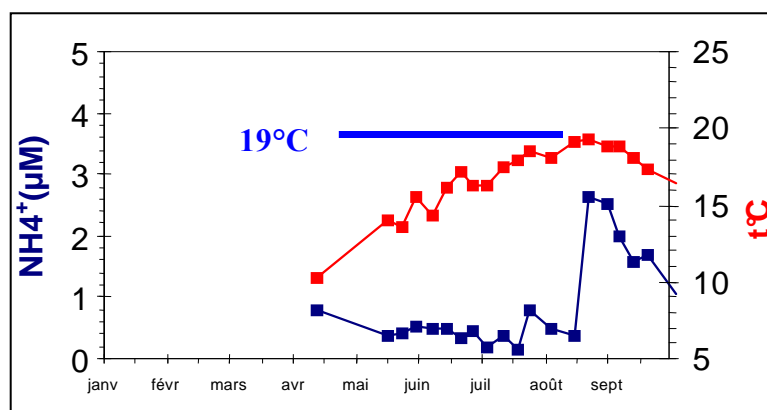


Figure 12 : profils de température et de teneurs en ammonium dans la masse d'eau en baie des Veys. à la station de Gefosse sur les parcs (données du réseau Hydrobio Normand). Echelle de gauche : concentrations en ammonium en μM et échelle de droite : température en degrés Celsius.

Conclusion : la cinétique des processus de reminéralisation sédimentaire s'accélère lorsque la température atteint 19°C. Ces phénomènes, sous cont rôle de l'activité microbienne, existent partout et dépendent de la teneur en matière organique du sédiment qui est importante au voisinage des tables à huîtres. La température favorise aussi le développement des bactéries qui contribuent à la réduction des sédiments dans la gamme des 19°C.

La proximité du sédiment est apparue néfaste pour la croissance et la survie des huîtres. L'existence d'un lien entre la production de ces substances et les stress enregistrés au même moment n'est pas encore démontrée. Cependant, on a pu observer des phénomènes de toxicité dans le sédiment sur les foraminifères benthiques et sur le phytobenthos au moment même où les huîtres subissent des mortalités (Voir synthèse thème 1 et 3). La présence de poussées de phytoplancton benthique ou pélagique a déjà été signalée avant les mortalités. Elles peuvent être accompagnées, d'augmentation de pH du fait de l'utilisation plus rapide du CO_2 par les algues. Cette montée du pH peut induire la formation d'ammoniac à partir de l'ammonium et expliquer la toxicité observée dans le sédiment et parfois dans l'eau. Enfin, au même moment, on enregistre sur l'huître des signes d'hypoxie et de baisse de charge énergétique (Le Moullac com.pers.) qui peuvent suggérer des flux de sulfures. Ces flux ne sont pas possibles en présence d'oxygène dans l'eau. La mortalité des poussées phytoplanctoniques et leur biodéposition peut créer localement des déficit en oxygène qui permettraient cette diffusion de façon sporadique. Les sulfures, à des concentrations de 20 μM entraînent un arrêt presque complet de la filtration de *C.gigas* (voir synthèse 3) pouvant ainsi accentuer le déficit énergétique.

La présence de ce stress sédimentaire est un facteur aggravant qui pourrait déclencher la mortalité au moment où les huîtres arrivent en stade de pré-poncte.

3.3. Sédiment et pontes partielles

Les huîtres sensibles (S) qui sont proches du sédiment présentent un plus fort investissement dans la gamétogenèse et subissent autour des 19°C des pontes partielles successives avec une rematuration extrêmement rapide, contrairement aux huîtres résistantes. Il paraît possible que les stress sédimentaires, contribuent simplement à induire ces pontes (Figure 13). D'ailleurs, l'ammoniac est connu pour induire la ponte chez les bivalves (FAO, 1991).

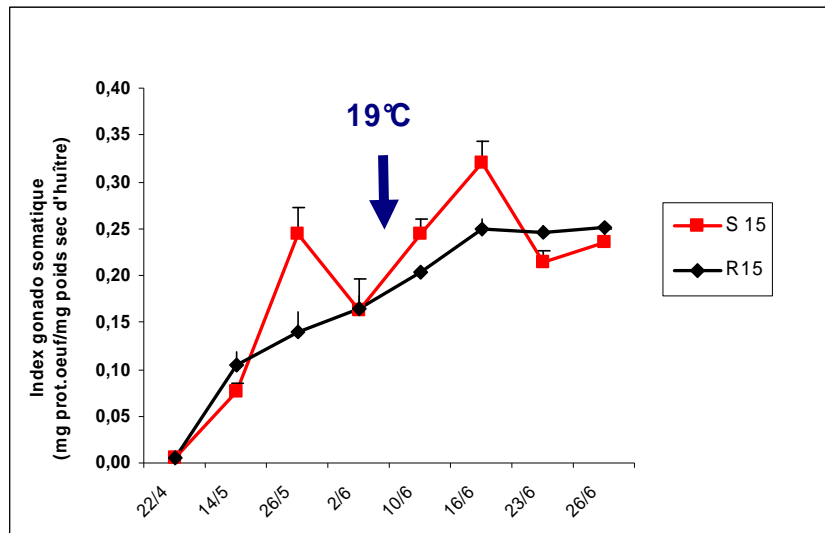


Figure 13 : Variations des protéines ovocytaires exprimées en mg protéines ovocytaires mg^{-1} poids sec (moyenne + SE, $n= 3$,) chez les huîtres sensibles (S) ou résistantes (R) à la mortalité estivale et placées à 15 cm du sédiment à Marennes Oléron en 2003 (Dosage Elisa sur un pool de 10 huîtres ; méthode anticorps Kang et al., 2003).

4. La génétique et la température

Si la présence d'un stress sédimentaire est très nettement montrée sur les sites d'exploitation, on observe aussi des mortalités dans les bacs de géniteurs en conditionnement en éclosérie sans qu'il y ait du sédiment.

Cette mortalité intervient aussi le plus souvent au dessus du seuil de 19°C , avec une fréquence élevée d'observation d'une bactérie dominante (le plus fréquemment, *Vibrio aestuarianus*). Les conditions à risque décrites précédemment associées au Stade IIIB de gamétogenèse, au niveau d'investissement dans la reproduction en fonction de la nourriture et aux conditions de renouvellement d'eau peuvent favoriser ces infections comme dans le milieu.

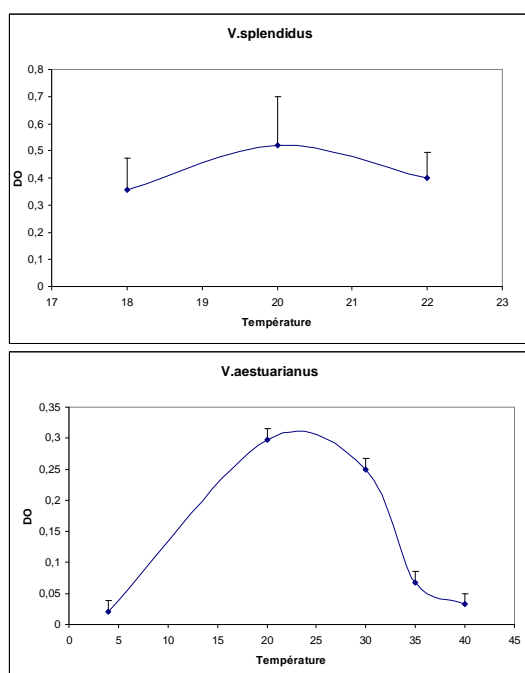
A priori, on n'a pas enregistré de stress zootechnique, par contre, le suivi des protéines de choc thermique (HSP70) après la montée thermique associée au conditionnement montre une surexpression des HSP70 spécifiquement chez les huîtres sensibles (S) comparées aux huîtres résistantes (R) (Synthèse thème 3). De plus, l'émission d'espèces radicalaires d'oxygène est aussi très supérieure chez ces mêmes huîtres S comparées aux R pendant un à 2 mois précédant les mortalités (Gigarepro 2). Ces deux paramètres marquent ainsi une situation stressante. Comme les huîtres sensibles investissent généralement plus dans la reproduction, on peut penser que cet état constitue un stress quand la température devient critique. Ce stress suffit aussi à favoriser l'infection. Des pontes partielles sont observées surtout pour les huîtres S dans les bacs. Ces pontes partielles pourraient constituer une étape facilitant l'infection.

5. Les pathogènes et la température

Les données du réseau REPAMO qui analyse l'origine des événements de mortalités des huîtres dans les exploitations, montrent que le nombre de cas de mortalités associés à la présence de pathogènes s'est considérablement accru du fait de l'amélioration des techniques de détection au cours du projet, (Voir synthèse thème 5). L'hypothèse d'une mortalité du seul fait d'un déficit énergétique paraît peu plausible aujourd'hui. Celle associée à un stress pouvant créer une fragilité paraît plus probable. L'intervention ultime des pathogènes opportunistes représente aujourd'hui le plus grand nombre de cas observés.

La question se pose de savoir si la microflore des pathogènes est elle même inféodée à la température critique de 19°C .

5.1 Quelle est l'influence de la température sur les bactéries ?



La croissance de 8 sur 13 souches de *Vibrio splendidus* est légèrement stimulée à 20°C par rapport à 18 et 22°C, de même pour *Vibrio aestuarianus*, les optima de température sont variables (indépendants de leur virulence) mais ils sont au-dessus de 20°C (Figure 14).

Les données sur l'expression des facteurs de virulence des vibrios isolés au cours des suivis Morest ne sont pas encore définitives. Si dans la littérature on rapporte que la température peut jouer un rôle dans l'expression des gènes de virulence (Johansson et al 2002), on peut signaler cependant que *V. aestuarianus* semble être pathogène de 9 à 22°C (infection spontanée) et que *V. splendidus* n'a été isolé qu'à des températures autour de 20°C.

Figure 14 : Croissance (évaluée par l'augmentation de la densité optique DO de la culture bactérienne) de 8 souches de *V. splendidus*. (en haut) et de deux souches *V. aestuarianus* en bas (01/032 et 02/041) en fonction de la température.

Des travaux sur l'écologie des ces vibrios et sur le rôle de la température et du sédiment sont engagés pour préciser cette question. En particulier, la présence de thiosulfate formé par l'oxydation de l'H₂S dans le sédiment pourrait constituer un milieu sélectif des vibrios comme il l'est dans le milieu de culture TCBS (Thiosulfate Citrate Bile Sucrose Agar), spécifique pour *Vibrio*. Dans les sédiments des sites analysés, qu'ils soient sujets aux mortalités estivales (baie des Veys, Golfe du Morbihan, Arcachon) ou non (Aber Benoît), *V. aestuarianus* est présent à des concentrations proches de 10⁴ g⁻¹. Sa concentration fluctue vraisemblablement en fonction de la température et de la matière organique comme l'ensemble de la flore bactérienne du sédiment (Gonzalez-Acosta et al, 2006). Des essais ont été effectués pour voir si la présence de gamètes pouvait favoriser l'infection au moment des pontes. Des résultats très préliminaires obtenus avec des sondes spécifiques tendent en effet à montrer que des pics de présence de *V. splendidus* dans l'eau pourraient suivre les pontes partielles observées à Marennes sous l'effet du sédiment (Saulnier, Miossec, *com.pers*).

5.2. Quelle est l'influence de la température sur le virus herpès OsHV-1 ?

Les fortes températures favorisent les infections à herpès virus OsHV-1 chez les huîtres. Chez *C. virginica* des particules virales ont été détectées uniquement en période estivale ou pour des températures expérimentales élevées (Farley et al., 1972).

Tableau 2 : Nombre mensuel d'analyses positives en PCR sur des huîtres *Crassostrea gigas* de moins d'un an pour la période 1997-2005.

	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Total
Nord										
Normandie					1					1
Bretagne nord					2	4				6
Bretagne sud				13		4	2			19
Vendée				2	3	7		1		13
Charente-maritime			3	15	9	8				35
Arcachon				1						1
Méditerranée			2	5	1					8
Total	0	0	5	36	16	23	2	1	0	83
Façade manche					3	4				7
Façade atlantique			5	36	13	19	2	1		76

Des particules virales ont été observées chez les larves de *C. gigas* élevées à 25-26°C mais pas à 22-23°C (Le Deuff *et al.*, 1996). Sur le naissain la présence d'herpes virus est souvent associée à des événements de mortalité estivale à Fouras (Bassin de Marennes). Ainsi, des résultats similaires à *C. virginica* sont rapportés dans le cadre du suivi National REPAMO (1997-2005) sur *C. gigas*. Les analyses positives en PCR sur animaux de moins d'un an sont rapportées par mois dans le Tableau 2. Elles montrent très clairement que la fréquence d'infection à OsHV-1 correspond aussi à la montée de température du sud vers le nord. Les premières apparitions correspondent au passage au dessus de 19°C jusqu'à plus de 23°C.

Conclusion : que ce soient les pathogènes d'origine bactérienne ou virale, les éléments disponibles concernant leur relation avec la température de 19°C sont encore partiels, mais ils sont plutôt en accord avec cette température qui sans constituer un optimum représente un seuil à partir duquel leurs activités métaboliques, et cela reste à vérifier, leur pathogénicité, sont élevées. Ces travaux doivent être poursuivis.

6. Conclusion générale

Plusieurs conditions cumulatives coïncident avec la température de 19°C. Le stade pré-ponte, la baisse des niveaux de réserve, l'augmentation de la demande énergétique et l'effort de reproduction, la baisse de la concentration en oxygène. Cependant ces différents facteurs, s'ils sont nécessaires dans le modèle d'interaction, ont toujours existé et ne suffisent pas à déclencher la mortalité.

Le stress paraît nécessaire et le plus régulièrement observé est le stress associé à la proximité du sédiment. C'est aussi le plus inféodé avec la température de reminéralisation de la matière organique dans le sédiment. Sa durée dans le temps est aussi limitée et correspond à la durée des épisodes de mortalité observés sur le terrain. Une fois la reminéralisation achevée, le noyau d'H₂S ou d'ammonium disparaît et les mortalités s'arrêtent aussi, alors que parfois, la température continue d'augmenter et que la ponte massive n'a pas encore eu lieu. Plusieurs pratiques culturales qui ont, de façon empirique, éloigné cette huître du sédiment dans certains sites et dans divers pays (cultures suspendues) ont de ce fait réduit le risque aux mortalités estivales (Voir synthèse générale).

Les modalités par lequel ce phénomène se produit ne sont pas encore définitivement démontrées. Il peut s'agir d'effets plus ou moins directs (diffusion de sulfures ou d'ammonium), pouvant constituer à la fois un stress et un signal d'induction de pontes partielles, ou d'action indirecte via la sélection d'une microflore de vibrios, par la chimie du sédiment et la présence de gamètes. Ces hypothèses sont encore spéculatives et doivent faire l'objet de travaux ultérieurs. L'existence de souches fluorescentes de *V. splendidus* et de *V. aestuarianus* (F. Le Roux *et al.* synthèse 5) ainsi que d'outils de détection spécifique de ces bactéries devraient en faciliter le suivi dans le milieu. La connaissance des gènes de virulence devrait permettre d'en suivre l'expression sous les conditions environnementales qui paraissent critiques (température 19°C, gamètes, thiosulfate, NH₄⁺ etc...).

Les expériences en bacs sans stress sédimentaire montrent aussi que les huîtres S ont une augmentation forte de leurs HSP à la montée thermique et à l'hypoxie. Ceci est aussi simultané avec un processus de pontes partielles avec la rematuration rapide qui leur est propre au moment où elles sont matures. On ne peut dire aujourd'hui si c'est l'investissement plus rapide et plus intense dans la reproduction, qui conduit les huîtres S à une susceptibilité à la température ou si au contraire, c'est cette susceptibilité à la température qui conduit ces huîtres à une situation de stress pouvant conduire à émettre des pontes partielles, favorisant leur infection. Les travaux se poursuivent pour répondre à ces questions.

7. Bibliographie

Aller, R.C., 2001, Transport and reactions in the bioirrigated zone. In: The Benthic Boundary Layer: Transport processes and biogeochemistry. (B. P. Boudreau and B.B. Jorgensen, eds.). Oxford Press, Oxford. 269-301, New York, 404pp.

- Robert C. Aller, R.C., Aller J.Y., 1992. Meiofauna and solute transport in marine muds Limnol. Oceanogr. 37(.5), 1992, 1018-1033
- Bougrier S., Geairon P., Deslous-Paoli J.M., Bacher C., Jonquière G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture, 134 : 143-154.
- Bourles Y., 2004. Ecophysiologie de l'huître creuse : Analyse bioénergétique de la gamétogenèse sous trois conditions trophiques distinctes. DEA Biologie et Productions Animales, Université de Rennes 1. 20 p.
- Conover J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. Oceanogr., 11 : 338-345.
- Delaporte, M., Soudant, P., Lambert, C., Moal, J., Pouvreau, S. & Samain, J.-F. 2006. Impact of food availability on energy storage and defense related hemocyte parameters of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* during an experimental reproductive cycle. Aquaculture, 254 (1-4) 571-582.
- FAO., 1991. Pearl oyster farming and pearl culture. Training manual n°8: 5.3.2 Spawning. www.fao.org/docrep/field/003/AB726E.
- Farley C.A., Banfield W.G., Kasnic G.J., Foster W.S., 1972, Oyster herpes-type virus, Science, 178:759-760 .
- Gonzalez-Acosta B., Bashan Y., Hernandez-Saavedra N.Y., Ascencio F., Cruz-Aguero G., 2006. Seasonal seawater temperature as the major determinant for populations of culturable bacteria in the sediments of an intact mangrove in an arid region. FEMS Microbiol Ecol. 55(2) : 311-21.
- Haure J., Penisson C., Bougrier S., Baud J. P., 1998. Influence of temperature on clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis*: determination of allometric coefficients, Aquaculture, 169: 211-224.
- Hicks D.W., McMahon R.F., 2002. Respiratory responses to temperature and hypoxia in the nonindigenous Brown Mussel, *Perna perna* (Bivalvia: Mytilidae), from the Gulf of Mexico. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 277: 61-78.
- Ivanovici A.M., 1980. The Adenylate Energy Charge in the Estuarine Mollusc (*Pyrazus Ebenimus*). Laboratory Studies of Responses to Salinity and Temperature, Comparative Biochemistry and Physiology, 66 A: 43-45.
- Johansson J., Mandin P., Renzoni A., Chiaruttini C., Springer M., Cossart P., 2002. An RNA thermosensor controls expression of virulence genes in *Listeria monocytogenes*. Cell 110: 551-561.
- Jorgensen B.B., 2000. Bacteria and marine biogeochemistry, pp 173-207. In : Marine Geochemistry (H.D. Schultz, M. Zabel, eds.); Springer, Berlin, 455 pp.
- Kang S-G., Choi K-S., Bulgakov A.A., Kim Y., Kim S-Y., 2003. Enzyme -linked immunosorbent assay (ELISA) used in quantification of reproductive output in the pacific oyster, *Crassostrea gigas* in Korea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 282: 1-21.
- Kooijman S.A.L.M., 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge University Press, Cambridge. 366 pp.
- Klump J. V., Martens C. S., 1981. Biogeochemical cycling in an organic-rich coastal marine basin. II. Nutrient sediment-water exchange processes. Geochim. Cosmochim. Acta 45:101-121.
- Le Deuff R., Renault T., Gérard A., 1996. Effects of temperature on herpes-like virus detection among hatchery-reared larval Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, Diseases of Aquatic Organisms, 24:149-157.
- Lubet P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. Rev.Trav.I.S.T.P.M., 23(3) : 387-548.
- Mathieu M., Lubet P., 1993. Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalves- a brief review. Invertebrate reproduction and development, 23 (2-3) : 123-129.
- Maurer D. et Combs M., 1986. Mortalités estivales de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon: facteurs de milieu, aspects biochimiques et histologiques. pp 29-41. In Pathology

- in marine aquaculture. CP Vivares , J R. Bonami and E. Jaspers (eds) European aquaculture society, special publication n°9, Bredene Belgium.
- Mori K., 1979. Effects of artificial eutrophisation on the metabolism of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. Mar. Biol., 53: 361-369.
- Perdue J.A., Beattie J.H., Chew K.K., 1981. Some relationships between gametogenetic cycle and summer mortality phenomenon in the pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State. J. Shellfish Res., 1 (1) : 9-16.
- Saucedo L., Ocampo M., Monteforte H., Bervera H., 2004. Effect of temperature on oxygen consumption and ammonia excretion in the Calafia mother-of-pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856), Aquaculture, 229: 377-387.
- Schneider J.E., 2004. Energy balance and reproduction. Physiology and behavior, 81: 289-317.
- Walne P.R., Mann R., 1975. Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*. In Barnes, H. (Ed). The proceedings of the 9th European Marine Biology Symposium, Aberdeen, Aberdeen University Press 587-607.

